

Пути адаптации *Stellaria humifusa* на приморских территориях Западного Шпицбергена

Н.Ю. Шмакова^{1,*}, Е.Ф. Марковская², К.В. Морозова², О.В. Ермолаева¹, Т.И. Литвинова¹

¹Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН, Кировск, Россия

²Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, Россия

*shmanatalya@yandex.ru

Аннотация. Рассмотрены особенности адаптации *Stellaria humifusa* (Caryophyllaceae) на скальных экотопах приморских территорий острова Западный Шпицберген. Растение образует жизненную форму мат и представляет собой монодоминантное растительное сообщество. Показано, что жизненная форма мат – сложная структура, которая образована системой надземных и подземных органов и почвенным горизонтом. Надземные органы представлены верхним слоем (коричневый) отмерших растений предыдущего года. На его поверхности располагаются цветоносные побеги текущего года жизни с белыми цветами. Следующий слой мата – органогенный, основная ассимилирующая система. Представлена зелеными побегами, листья которых на уровне анатомических структур и функциональных показателей адаптированы к локальным условиям обитания в мате. Нижний слой – органо-минеральный горизонт. Представляет собой почвенный субстрат, который является источником минерального питания всей структуры. Химический состав почвенного субстрата растительного мата *Stellaria humifusa* сходен с естественным почвенным профилем приморской территории. Отмечено, что растительный мат способствует большему накоплению органики, активизирует гумификацию и обеспечивает благоприятные условия для произрастания *Stellaria humifusa*.

Ключевые слова: *Stellaria humifusa*, Caryophyllaceae, растительный мат, анатомия листа, органический углерод, азот, остров Западный Шпицберген

Благодарности. Работа выполнена в рамках темы Государственного задания Полярно-альпийского ботанического сада-института (ПАБСИ) КНЦ РАН «Растительно-почвенные ресурсы, совершенствование методов управления охраняемыми природными территориями в условиях климатических изменений и антропогенного воздействия и оптимизации среды обитания человека на архипелаге Шпицберген» (№ 0189-2019-0025; № гос. регистрации 1021032422551-2-1.6.11).

Введение

Пути и закономерности продвижения растений в высокие широты Арктики связаны с особенностями адаптации растений разных экологических групп и географических ареалов. Разнородный состав флоры, включающий таксономические группы разного исторического возраста и разных центров миграции, может свидетельствовать о различных путях адаптации. Климатические условия этого региона включают экстремально низкие и высокие температуры, их градиент, короткий вегетационный период с круглосуточным полярным летом и полярной ночью. Часть видов, мигрирующих на свободные пространства высоких широт, приспособились к этим условиям, а для других видов это стало преградой [1]. Одним из общих

путей адаптации высших сосудистых растений является снижение биомассы и линейных размеров [2]. Для растений Арктики возможны две основные стратегии – «избегание» и «адаптация». Первая группа выбирает путь, связанный с наименьшими затратами на адаптацию, и ее распространение ограничено, а другая включает дополнительные механизмы адаптации, связанные с различными аспектами жизнедеятельности и устойчивости [1, 3]. *Stellaria humifusa*, обитающая на локальных приморских экотопах побережья Грендален Западного Шпицбергена, относится ко второй группе. В условиях Западного Шпицбергена этот вид образует растительные маты на скальных выходах, которые представляют собой монодоминантные сообщества. В литературе этот вид изучен недостаточно и

механизмы его образования и жизнедеятельности остаются слабо изученными.

В задачу настоящего исследования входило изучение структурно-функциональных особенностей растительного мата *Stellaria humifusa* в условиях Западного Шпицбергена.

Материалы и методы

Работа выполнена на приморских арктических территориях вблизи п. Баренцбург в долине Грендален острова Западный Шпицберген (N: 78°03'54", E: 14°28'28").

Stellaria humifusa Rottb. (сем. Caryophyllaceae) – циркумпольярное, преимущественно арктическое, многолетнее травянистое растение, распространенное на солончаках, увлажненных участках морского побережья в Арктике, в Европе достигающее юга Северной Норвегии, Северной России. Растение с матообразующей жизненной формой, высотой 5–12 см с широко разветвленной системой стелющихся, укореняющихся, четырехгранных надземных и столонообразующих подземных побегов. *Stellaria humifusa* имеет очень тонкие корни длиной до 2–3 см. Зеленые листья находятся под прикрытием генеративных органов и отмерших побегов предыдущих лет жизни. В пазухах листьев формируются побеги с укороченными междоузлиями. Листья 3–4 мм длиной, 1–5 мм шириной. Цветки одиночные, редко 2–3, почти в 2–3 раза крупнее листьев, расположены в пазухах листьев и на концах цветоносных побегов, белые с резким ароматом. Половое размножение семенами, вегетативное размножение происходит путем укоренения стелющихся надземных побегов и отдельными частями подземных побегов. Растение обильно цветет на Шпицбергене [4].

Анатомические исследования. Для изучения анатомии брали побеги со сформированными листьями без признаков повреждения и фиксировали в 70%-м этаноле. На временных препаратах измеряли параметры анатомической структуры 10 листьев из средней части пяти побегов в 50-кратной повторности при помощи светового микроскопа МИКМЕД–6 (ЛОМО, Россия) с использованием окуляр-микрометра WF10X/22 мм при увеличении 4×, 10×, 40×. Площадь устьица (S_{yc}) вычисляли по формуле [5]

$$S_{yc} = \pi DL/4,$$

где D – длина устьица, L – его ширина.

Объем клеток (V) отдельно палисадного и губчатого мезофилла рассчитывали по формуле [6]

$$V = (4/3\pi)(L/2)(d/2)^2,$$

где L – длина клетки, d – ширина клетки.

После предварительной мацерации клеток в 1 н. растворе соляной кислоты при 80 °С [6] готовили суспензию для определения количества хлоропластов и клеток палисадной, губчатой паренхимы. Измерения проводили в 10 повторностях каждого листа в 100 больших квадратах камеры Горяева.

Почвенные исследования. Полевые работы проводили в июле в условиях максимального оттаивания почв. Валовой и химический состав почвы и растений определяли после сплавления прокаленной навески смесью соды и буры [7]. Общее содержание органического углерода (C_{орг}) определяли по методу И.В. Тюрина [8]. Групповой и фракционный состав органического вещества определяли по методу Тюрина в модификации В.В. Пономаревой и Т.А. Плотноковой [9]. Органический азот (N_{орг}) определяли методом Кьельдаля [7]. В минеральных образцах был определен гранулометрический состав пипеточным методом [10]. При определении типа почв и индексов горизонтов придерживались классификации 2004 года [11].

Статистический анализ. Статистическая обработка данных проведена в среде Microsoft Excel, пакетах программ Microsoft Excel 7 и Statistica for Windows.

Для обработки данных было использовано оборудование группы экспериментальной экологии, лаборатории почвоведения ПАБСИ КНЦ РАН, кафедры ботаники и физиологии растений ИБЭАТ ПетрГУ.

Результаты

Анатомо-морфологический анализ листьев *Stellaria humifusa*. *Stellaria humifusa* имеет листья минимального размера даже для растений Арктики. Средняя площадь листа побегов *Stellaria humifusa* составляет около 0,06 см². Толщина листовой пластинки *Stellaria humifusa* составляет 242 мкм (табл. 1). Лист имеет дорзовентральный тип строения мезофилла (рис. 1). Палисадный мезофилл расположен на адаксиальной стороне листа и состоит из одного слоя плотно, частично рыхло расположенных овальных и прямоугольных клеток (индекс формы – отношение длины к ширине – 1,7). Губчатый мезофилл расположен на абаксиальной стороне и представлен 3–5 слоями овальных и почти округлых клеток (индекс формы – 1,2) с межклетниками. Коэффициент палисадности (отношение тол-

Параметры анатомической структуры листа *Stellaria humifusa*

Table 1

Anatomical indices of *Stellaria humifusa* leaves

Показатель Index	M±m
Толщина листа, мкм Leaf thickness, μm	241,6±5,8
Толщина кутикулы, мкм Cuticle thickness, μm	3,4±0,2
Длина клеток эпидермы, мкм, В/Н Length of the epidermis cells, μm , U/L	21,0±0,4 / 25,2±0,6
Ширина клеток эпидермы, мкм, В/Н Width of the epidermis cells, μm , U/L	16,1±0,5 / 18,0±0,5
Длина клеток мезофилла, мкм, П/Г Length of mesophyll cells, μm , P/S	51,5±1,4 / 42,7±0,8
Ширина клеток мезофилла, мкм, П/Г Width of mesophyll cells, μm , P/S	30,6±0,8 / 34,3±1,3
Объем клетки мезофилла, тыс. мкм ³ , П/Г Cell volume of mesophyll, thousand μm^3 , P/S	26,4±1,7 / 31,1±2,1
Число клеток мезофилла, тыс. см ⁻² , П/Г Cell number of mesophyll, thousand cm^{-2} , P/S	10±0,8 / 18±1,2
Число хлоропластов на клетку, шт., П/Г Chloroplast number per cell, pieces, P/S	50±1,0 / 31±0,7

Примечание. M±m – среднее арифметическое ± стандартная ошибка; Эпидерма: В – верхняя (адаксиальная), Н – нижняя (абаксиальная); Мезофилл: П – палисадный, Г – губчатый.

Note. M±m – mean ± standard error; Epidermis: U – upper (adaxial), L – lower (abaxial); Mesophyll: P – palisade, S – spongy.

щины палисадного слоя к толщине губчатого) у исследуемого вида низкий и не превышает 0,4.

Число хлоропластов в клетках палисадной паренхимы в 1,6 раза больше, чем в губчатой парен-

химе (см. табл. 1). В мезофилле находятся три коллатеральных проводящих пучка, которые отграничены от межклетников и клеток мезофилла плотно сомкнутыми обкладочными клетками.

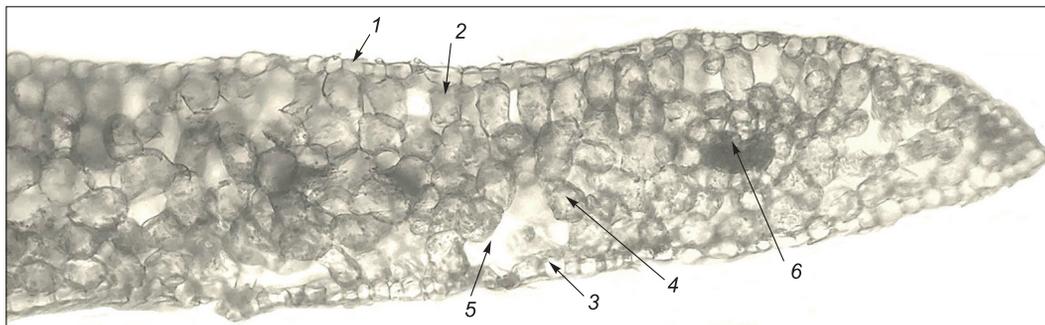


Рис. 1. Фрагмент поперечного среза листа *Stellaria humifusa* (увеличение $\times 10$; фото Морозовой К.В.): 1 – верхняя эпидерма, 2 – палисадный мезофилл, 3 – нижняя эпидерма, 4 – губчатый мезофилл, 5 – межклетник, 6 – проводящий пучок.

Fig. 1. Fragment of a cross-section of a leaf of *Stellaria humifusa* (magnification $\times 10$; photo by Morozova K.V.): 1 – upper epidermis, 2 – palisade mesophyll, 3 – lower epidermis, 4 – spongy mesophyll, 5 – intercellular, 6 – conducting bundle.

Покровная ткань представлена однослойной верхней и нижней эпидермой, тонкие клетки которой имеют сильно извилистые стенки. Клетки нижней эпидермы несколько крупнее, чем клетки верхней эпидермы (25×18 и 21×16 мкм соответственно). При этом индекс формы клеток эпидермы на обеих сторонах листовой пластинки одинаковый – 1,3–1,4. Поверхность эпидермальных клеток покрыта кутикулой толщиной около 3,4 мкм.

Листовая пластинка *Stellaria humifusa* амфи-стоматического типа, т. е. устьица расположены на обеих сторонах. Устьица аномоцитные, замыкающие клетки окружены четырьмя околоустьичными клетками, которые не отличаются от клеток эпидермы. Устьица на верхней эпидерме несколько крупнее по размеру, чем на нижней эпидерме (33×26 и 28×22 мкм соответственно). Несмотря на некоторые различия в размерах, устьица на обеих сторонах имеют округлую форму (индекс формы – 1,3). Площадь устьиц на нижней эпидерме в 1,4 раза меньше по сравнению с таковыми на верхней эпидерме, а количество их в 1,6 раза больше в 1 мм² поверхности листовой пластинки (табл. 2).

Химический состав почвы и растительного мата *Stellaria humifusa*. Химический анализ живой и отмершей массы органического вещества, почвы в виде слоев растительного мата *Stellaria humifusa*, который сформировался на каменном

субстрате, показал, что прослеживается три слоя по 1,5–3 см. По этим слоям можно проследить динамику изменения качественного состава исходного живого органического вещества *Stellaria humifusa*, которое трансформируется в процессе формирования мата (табл. 3).

Таблица 2
Параметры устьиц листа *Stellaria humifusa*

Table 2
Indices of the stomatal apparatus of *Stellaria humifusa* leaves

Показатель Index	M±m
Длина устьица, мкм, В/Н Length of the stomata, μm, U/L	33,1±0,4 / 27,7±0,4
Ширина устьица, мкм, В/Н Width of the stomata, μm, U/L	25,6±0,3 / 21,5±0,3
Площадь устьица, мкм ² , В/Н Stomata area, μm ² , U/L	668,3±14,2 / 472,8±14,6
Число устьиц эпидермы, шт. мм ² , В/Н Number of stomata of the epidermis, pieces mm ⁻² , U/L	101±1 / 161±2

Примечание. M±m – среднее арифметическое ± стандартная ошибка; Эпидерма: В – верхняя (адаксиальная), Н – нижняя (абаксиальная).

Note. M±m – mean ± standard error; Epidermis: U – upper (adaxial), L – lower (abaxial).

Таблица 3
Химический состав почвенных слоев и фитомассы растительного мата *Stellaria humifusa*

Table 3
Chemical composition of soil layers and phytomass of plant mat-formig *Stellaria humifusa*

Показатель Index	pH	C _{org} , %	N _{org} , %	C:N
Фитомасса (стебли+корни) (0–3 см) Phytomass (stems+roots) (0–3 cm)	6,35	38,5	5,89	6,5
АО1 органогенный слой (3–4,5 см) / почвенный разрез 377* (0–4 см) АО1 organogenic layer (3–4,5 cm) / soil profile 377* (0–4 cm)	6,54	37,3 / 24,6	0,94 / 1,22	39,5 / 20,2
АО+ АУао органоминеральный слой (4,5–6 см) / почвенный разрез 377* (4–10 см) АО+ АУао organomineral layer (4,5–6 cm) / soil profile 377* (4–10 cm)	6,53	12,1 / 4,5	0,56 / 0,37	21,6 / 12,2

Примечание. Почвенный разрез 377* [12].

Note. Soil profile 377* [12].

Исходная живая масса имеет высокое содержание углерода, азота, низкое значение их соотношения и более кислую рН по сравнению с нижележащими почвенными горизонтами. Органогенный слой (АО1) включает в большей степени уже отмершие остатки растений. На фоне исходного высокого содержания углерода отмечается значительное (в 6 раз) снижение содержания азота, что резко увеличивает их соотношение. В следующем органоминеральном слое (АО+АУао) отмечается снижение содержания углерода в 3 раза, азота почти в 2 раза и, соответственно, уменьшение значения их соотношения на фоне нейтрального рН (6,5), который поддерживается и каменным субстратом под растительным матом *Stellaria humifusa*.

Обсуждение

У арктических видов преобладает гомогенный тип строения мезофилла [13], дорзовентральный тип выражен слабо и встречается реже. Виды растений с таким типом строения мезофилла листа обладают значительной экологической пластичностью, что позволяет им произрастать в широком диапазоне условий обитания [14–16]. По данным проведенного исследования, листья *Stellaria humifusa* имеют слабо выраженный, но дорзовентральный тип строения мезофилла, характеризуются хорошо развитой губчатой хлоренхимой, однослойной палисадной хлоренхимой, часть клеток которой расположены рыхло. Эти особенности свидетельствуют о достаточно благоприятных условиях внутри мата, в которых находится ассимиляционный аппарат этого вида. Подобное строение мезофилла было выявлено нами у листьев *Rubus chamaemorus* L., редкого вида, обнаруженного в окрестностях п. Баренцбург на территории о. Западный Шпицберген [17].

У *Stellaria humifusa* побеги с цветами располагаются на поверхности верхнего слоя отмерших побегов предыдущих лет вегетации в условиях высокой освещенности, а вегетативные побеги с фотосинтезирующими листьями текущего года находятся внутри мата под почти полным прикрытием генеративных органов и отмерших побегов в условиях затенения. Эти более благоприятные условия, прежде всего по температуре, обеспечили возможность дифференциации мезофилла листа на палисадный и губчатый у растений *Stellaria humifusa* в мате. Кроме того, хорошо развитая губчатая хлоренхима в отличие

от палисадной – характерный признак для видов, обитающих в условиях затенения [18].

Листья *Stellaria humifusa* имеют низкий коэффициент палисадности, что, как указывает О.В. Кудрявцева с соавторами [19], связано с изменением в небольшом диапазоне длины клеток столбчатой хлоренхимы. Низкие значения коэффициента палисадности были отмечены и для других видов растений, исследованных в этом районе [17]. В листьях *Stellaria humifusa* палисадный мезофилл развит слабо, но содержит хлоропластов в 1,6 раза больше, чем в клетках губчатого мезофилла. Это свидетельствует о значительном вкладе палисадной хлоренхимы в общую продуктивность фотосинтеза у изучаемого вида, а хорошо развитая губчатая хлоренхима с межклетниками активно участвует в процессах газообмена, происходящих с помощью устьиц, которые расположены на обеих сторонах листовой пластинки. Следует отметить формирование слоя обкладочных клеток хлоренхимы вокруг проводящих пучков у *Stellaria humifusa*, также содержащих хлоропласты и участвующих в процессе фотосинтеза. Возможно, наличие в листьях таких клеток компенсирует слабое развитие клеток палисадного мезофилла и способствует поддержанию оптимальной интенсивности фотосинтеза у данного вида в суровых климатических условиях.

Число и объем клеток палисадной и губчатой хлоренхимы, количество хлоропластов в клетках этих тканей листьев *Stellaria humifusa* соотносятся с данными других исследователей [20, 21] для видов, встречающихся в местообитаниях со средним уровнем освещенности.

Клетки однослойной эпидермы в листьях *Stellaria humifusa* – с тонкими извилистыми стенками, что характерно для растений в условиях затенения [22]. Большое число устьиц на нижней стороне листьев связано с меньшей освещенностью и нагревом на солнце, что важно для снижения потерь воды листом в процессе транспирации. На верхней стороне листовой пластинки устьиц меньше по количеству, но они крупнее по площади. Листовые пластинки покрыты кутикулой, которая служит защитой от высокой инсоляции, особенно у листьев цветonoсных побегов, находящихся на поверхности мата.

Толщина листовой пластинки у *Stellaria humifusa* существенно больше, чем у листьев теневыносливых растений (120–180 мкм) [21]. На Се-

вере отмечено уменьшение площади листовых пластинок и увеличение их толщины, что связано с возрастанием числа слоев мезофилла [23–26]. Таким образом компенсируются потери площади внутренней ассимиляционной поверхности в результате сокращения листовой поверхности [24].

Травянистые виды растений, к которым относится *Stellaria humifusa*, в условиях Арктики характеризуются не только уменьшением линейных размеров вегетативных органов, но и приземистой формой роста [27]. Причиной миниатюризации растений и их органов в Арктике является уменьшение энергетических ресурсов, невозможность добывать необходимые элементы питания при пониженных температурах и в условиях короткого вегетационного периода в достаточных количествах.

Stellaria humifusa на о. Западный Шпицберген произрастает в форме мата, который формирует разветвленные подземные побеги, надземные стелющиеся побеги с очень мелкими по площади листьями и побеги с укороченными междоузлиями. Растения в мате обитают в более теплой приземной экологической нише, а их отмершие побеги прошлых лет вегетации играют роль укрытия вегетирующих побегов от высокой инсоляции, суточных перепадов температур, холодного влияния ветра. В таких условиях в анатомическом строении листьев у изучаемого вида выявлены адаптивные признаки, позволяющие поддерживать оптимальный уровень транспирации и газообмена. К таким признакам относятся: дорзовентральный тип строения мезофилла, слабо развитая палисадная хлоренхима, губчатая хлоренхима с межклетниками, клетки обкладки вокруг проводящих пучков, увеличение толщины листовой пластинки, на обеих сторонах последней имеются устьица, число которых больше на нижней эпидерме, однослойная верхняя и нижняя эпидерма, большее количество хлоропластов в клетках палисадного мезофилла.

Для сравнения с естественными процессами почвообразования был выбран разрез на восточном побережье Гренфьорда (катена «Грендален»), в частности разрез 377 [12]. Он был заложен под угнетенной ивково-травяно-зеленомошной растительностью на пологой автономной возвышенности в конусе выноса и характеризовал серогумусовую (дерновую) глееватую почву на пролювиальных отложениях. Микрорельеф представлен пятнами пучения, оголенными или

покрытыми редкими лишайниками. В большинстве разрезов серогумусовых почв, обследованных на побережьях острова Западный Шпицберген, распределение органического вещества в профиле имело аккумулятивный характер. Наиболее высокие значения содержания органического вещества свойственны верхним органо-генным горизонтам – О или АО; в минеральной части – горизонту АУ_{ао}, где сосредоточена основная масса корней растений. Содержание органического вещества в большинстве случаев снижается до глубины 40–50 см. Этот разрез характеризуется мощным подстильно-торфянистым горизонтом О [12].

Общие запасы азота в почве могут изменяться в широких пределах в зависимости от климатических условий. Поскольку большая часть почвенного азота входит в состав органического вещества, между содержанием углерода и азота в почвах наблюдается тесная корреляция. Соотношение С:N характеризует обогащенность органического вещества азотом. В горизонте О в почвах Западного Шпицбергена этот показатель варьирует от 13 до 36. В минеральных горизонтах соотношение углерода и азота становится более узким [12].

Сопоставление почвы под монодоминантным матом *Stellaria humifusa* с химическим составом почвенных разрезов (разрез 377) выявило, что содержание углерода в органо-генном слое АО в растительном варианте в 1,5 раза выше по сравнению с почвой, а азота в 1,3 раза ниже, и соответственно соотношение С:N в мате повышается почти в 2 раза по сравнению с почвой и достигает 39. Следует отметить, что это максимальное значение для почв Западного Шпицбергена. В органо-минеральном слое (АО+АУ_{ао}) растительного мата отмечено увеличение углерода по сравнению с почвой в 3 раза, азота в 1,5 раза и повышение соотношения до 22, что остается высоким для этих территорий. То есть процессы изменения химического состава происходят сходно как на почвенном разрезе под растительным матом *Stellaria humifusa*, так и в сравниваемом естественном почвенном профиле. Однако за счет растительного мата в субстрате гумифицируется больше органического вещества по сравнению с естественной почвой, что обеспечивает более благоприятные условия для произрастания растений в этой жизненной форме [12].

Таким образом, химический состав разреза, который характеризует серогумусовую (дерновую)

глееватую почву на пролювиальных отложениях, по составу верхних горизонтов оказался сходным с субстратом под матом *Stellaria humifusa*.

По содержанию хлорофиллов *Stellaria humifusa* входит в группу видов флоры Западного Шпицбергена с низкими значениями (0,4–0,8 мг/г сырой массы), что свидетельствует о высоком уровне адаптации ассимиляционного аппарата к условиям среды. Относительно низкое содержание флавоноидов у этого вида (3 % абсолютно сухой массы) свидетельствует, что эта группа защитных веществ слабо участвует в адаптации [28].

Исследование антиоксидантных ферментов в листьях *Stellaria humifusa*, произрастающих в условиях Шпицбергена, показало, что пероксидазная активность была низкая (1,04–2,2 ТГ/мг белка), а активность каталазы, наоборот, очень высокая – 366 мкмоль H₂O₂/мг белка [28]. Низкие значения активности пероксидазы свидетельствуют о том, что не происходит чрезмерного накопления перекиси водорода, которое наблюдается в стрессовых условиях. Высокие показатели каталазной активности могут стать следствием высокой интенсивности дыхания и обменных процессов в связи с участием фермента в кислородном обмене. Установлено, что каталаза отсутствует в анаэробных условиях и индуцируется кислородом при повышении интенсивности дыхания [29].

Содержание суммарных липидов у *Stellaria humifusa* составляет 85,8 мг/г абсолютно сухой массы. Содержание насыщенных жирных кислот (НЖК) у *Stellaria humifusa* составляет 27 %, а ненасыщенных жирных кислот (ННЖК) – 73 % от суммы суммарных липидов. У этого вида отмечено максимальное значение диеновых ННЖК, содержание основной из них линолевой ЖК составляет около 30 %, что свидетельствует о высокой функциональной активности вида. Главной триеновой ЖК является α-линоленовая C18:3(n-3), у *Stellaria humifusa* содержание триеновых оказалось ниже, чем диеновых ЖК. У некоторых видов Западного Шпицбергена обнаружена также γ-линоленовая кислота C18:3(n-6) с максимальным количеством (4,2 %) в листьях *Stellaria humifusa*. Особенности вида являются наличие длинноцепочных тетраеновых ЖК (20:4) и доминирование диеновых ННЖК [30].

Заключение

Проведенные исследования показали, что *Stellaria humifusa* в форме растительного мата как по

структурным, так и по функциональным показателям адаптирована к условиям произрастания на скальных экотопах приморской территории. Такая жизненная форма способствует поддержанию более благоприятных светотемпературных условий для формирования ассимиляционного аппарата, а также высокого содержания минеральных и органических веществ в почвенном субстрате на скальных выходах. Химический состав органоминерального горизонта сходен с наиболее богатыми почвенными фрагментами на исследуемой территории.

Литература

1. Матвеева Н.В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 218 с.
2. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. 424 с.
3. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
4. Elven R., Arnesen G., Alsos I.G., Sandbakk B. Svalbardflora. Second edition. Vascular plants in Svalbard. 2020. URL: <http://svalbardflora.no/> (дата обращения: 10.04.2022)
5. Мокронос А.Т., Борзенкова Р.А. Методика количественной оценки структуры функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 61, вып. 3. С. 119–133.
6. Борзенкова Р.А., Храмова Е.В. Определение мезоструктурных характеристик фотосинтетического аппарата растений. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2006. 14 с.
7. Ариушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1970. 487 с.
8. Тюрин И.В. Органическое вещество почв и его роль в почвообразовании и плодородии: Учение о почвенном гумусе. М.; Л.: Сельхозгиз, 1957. 287 с.
9. Пономарева В.В., Плотникова Т.А. Гумус и почвообразование. Л.: Наука, 1980. 190 с.
10. Агрoхимические методы исследования почв. М.: Наука, 1975. 656 с.
11. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 343 с.
12. Литвинова Т.И., Кашулина Г.М. Органическое вещество почв побережий фьордов острова Западный Шпицберген. Апатиты: КНЦ РАН, 2015. 122 с.
13. Василевская Н.В. Экология растений Арктики. Мурманск: МГПУ, 2010. 184 с.
14. Антипов Н.Н. О возникновении и развитии экологических групп растений в процессе эволюции // Проблемы эволюционной физиологии растений. Л., 1974. С. 119–122.
15. Горышина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 204 с.

16. Пьянков В.И. Роль фотосинтетической функции в адаптации растений к условиям среды: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1993. 103 с.
17. Марковская Е.Ф., Шмакова Н.Ю., Морозова К.В., Ермолаева О.В. Морфо-физиологические особенности ассимиляционного аппарата листьев *Rubus chamaetorus* (Rosaceae) на Западном Шпицбергене // Бот. журн. 2019. Т. 104, № 11. С. 1740–1752. DOI: 10.1134/S0006813619110115
18. Иванова Л.А., Пьянков В.И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений. 2002. № 3. С. 467–480.
19. Кудрявцева О.В., Шмакова Н.Ю., Кузьмин А.В. Количественно-анатомическая и продуктивная характеристики ассимилирующих органов растений-доминантов горных тундр Хибин // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 9. С. 108–115.
20. Дьяченко А.П. Сравнительный анализ структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата различных экологических групп высших растений // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 93–102.
21. Иванова Л.А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология. 2014. № 2. С. 109–118.
22. Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. Экологическая анатомия цветковых растений. М.: КМК, 2005. 77 с.
23. Борисовская Г.М., Евятыева М.Г. Изменчивость анатомо-морфологических признаков листа багульника (*Ledum palustre* L.) в различных популяциях тундры и бореальной зоны // Вестн. ЛГУ. 1991. Сер. 3. Вып. 2, № 10. С. 32–38.
24. Борисовская Г.М., Хитун О.В. О некоторых чертах структурной адаптации бореальных растений к условиям Арктики // Вестн. ЛГУ. 1993. Сер. 3, вып. 1. № 8. С. 15–22.
25. Кудрявцева О.В. Структурно-функциональная характеристика листьев рода *Vaccinium* в Хибинах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1995. 18 с.
26. Меньшакова М.Ю. Онтогенез и изменчивость анатомической структуры листьев видов семейства Ericaceae Juss. в различных экосистемах бореальной зоны и Субарктики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2006. 21 с.
27. Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 210 с.
28. Марковская Е.Ф., Шмакова Н.Ю. Растения и лишайники Западного Шпицбергена: экология, физиология. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2017. 270 с.
29. Павлова В.А., Нефедьева Е.Э., Лысак В.И., Шайхиев И.Г. Влияние импульсного давления на некоторые биохимические процессы семян гречихи при прорастании // Вестник Казанского технологического университета. 2014. Т. 17, № 21. С. 199–203.
30. Марковская Е.Ф., Розенцвет О.А., Шмакова Н.Ю., Зорина А.А., Ильинова М.А. Участие липидов в адаптации высших сосудистых растений к условиям Западного Шпицбергена // Журн. общей биологии. 2021. Т. 82, № 6. С. 419–430. DOI: 10.31857/S0044459621060063.

Поступила в редакцию 30.03.2022

Поступила после рецензирования 21.04.2022

Принята к публикации 17.05.2022

Об авторах

ШМАКОВА Наталья Юрьевна, главный научный сотрудник, доктор биологических наук, Полярно-альпийский ботанический сад-институт, Кольский научный центр Российской академии наук, 184250, Кировск, Мурманская обл., Россия,

<http://orcid.org/0000-0001-8342-1764>, e-mail: shmanatalya@yandex.ru

МАРКОВСКАЯ Евгения Федоровна, доктор биологических наук, профессор, Петрозаводский государственный университет, 185910, Петрозаводск, пр. Ленина, 33, Россия,

<http://orcid.org/0000-0002-0658-6845>, e-mail: volev10@mail.ru

МОРОЗОВА Кира Владимировна, кандидат биологических наук, доцент, Петрозаводский государственный университет, 185910, Петрозаводск, пр. Ленина, 33, Россия,

<http://orcid.org/0000-0001-6655-5197>, e-mail: mkv25@bk.ru

ЕРМОЛАЕВА Ольга Владимировна, старший научный сотрудник, кандидат биологических наук, Полярно-альпийский ботанический сад-институт, Кольский научный центр Российской академии наук, 184250, Кировск, Мурманская обл., Россия,

<http://orcid.org/0000-0002-6310-3846>, e-mail: olia.ermolik@yandex.ru

ЛИТВИНОВА Татьяна Ивановна, младший научный сотрудник, Полярно-альпийский ботанический сад-институт, Кольский научный центр Российской академии наук, 184250, Кировск, Мурманская обл., Россия,
<http://orcid.org/0000-0002-2203-1188>, e-mail: lita_0409@mail.ru

Для цитирования

Шмакова Н.Ю., Марковская Е.Ф., Морозова К.В., Ермолаева О.В., Литвинова Т.И. Пути адаптации *Stellaria humifusa* на приморских территориях Западного Шпицбергена // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2022, Т. 27, № 2. С. 294–304. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2022-27-2-294-304>

DOI 10.31242/2618-9712-2022-27-2-294-304

Stellaria humifusa adaptation on the western coast of Svalbard

N.Yu. Shmakova^{1,*}, E.F. Markovskaya², K.V. Morozova², O.V. Ermolaeva¹, T.I. Litvinova¹

¹Polar-Alpine Botanical Garden-Institute KSC RAS, Kirovsk, Murmansk reg., Russia

²Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia

*shmanatalya@yandex.ru

Abstract. We study adaptation features of *Stellaria humifusa* (Caryophyllaceae) on the rocky ecotopes of the west coast of Svalbard. *Stellaria humifusa*, a mat-forming herb, is a monodominant plant community. In this paper we show that the mat life form is a complex structure, which is represented by a system of aboveground and underground organs, and a soil horizon. Aboveground organs are the top layer of the dead plants from the previous year. Flowering shoots of the current year plants with white flowers can be seen on the ground surface. The next layer of the mat is organogenic, which is the main assimilating system. The layer is represented by the green leaves of *Stellaria humifusa*, which by their anatomical structures and functional indicators are adapted to the local habitat conditions in the mat. The bottom layer is the organomineral horizon. The layer represents a soil substrate, which is a source of mineral nutrition for the entire structure. The chemical composition of the soil substrate of the mat *Stellaria humifusa* is similar to the natural soil profile of the coastal area. The plant mat contributes to a greater accumulation of organic matter, activates humification and provides favorable conditions for the growth of *Stellaria humifusa*.

Keywords: *Stellaria humifusa*, Caryophyllaceae, mat-forming, leaf anatomy, organic carbon, organic nitrogen, West Svalbard

Acknowledgements. The research was carried out within the framework of the State Assignment for the Polar Alpine Botanical Garden-Institutes of the Kola Science Centre of the RAS «Plant and soil resources, improvement of methods of management of protected natural territories under conditions of climatic changes and anthropogenic impact and optimization of human habitat in the Svalbard archipelago» (number 0189-2019-0025; registration number 1021032422551-2-1.6.11).

References

1. Matveeva N.V. Zonal'nost' v rastitel'nom pokrove Arktiki. SPb., 1998. 218 p.
2. Gamalej Yu.V. Transportnaya sistema sosudistyh rastenij. SPb.: Izd-vo S.-Peterb. un-ta, 2004. 424 p.
3. Chernov Yu.I. Prirodnaya zonal'nost' i zhivotnyj mir sushy. M: Mysl', 1975. 222 p.
4. Elven R., Arnnesen G., Alsos I.G., Sandbakk B. Svalbardflora. Second edition. Vascular plants in Svalbard.

2020. URL: <http://svalbardflora.no/> (дата обращения: 10.04.2022)

5. Mokronosov A.T., Borzenkova R.A. Metodika kolichestvennoj ocenki struktury funkcional'noj aktivnosti fotosinteziruyushchih tkanej i organov // Trudy po prikladnoj botanike, genetike i selekcii. 1978. Vol. 61, Iss. 3. P. 119–133.
6. Borzenkova R.A., Hramcova E.V. Opredelenie mezostrukturnyh harakteristik fotosinteticheskogo ap-

parata rastenij. Ekaterinburg: Izd-vo Ural'skogo un-ta, 2006. 14 p.

7. *Arinushkina E.V.* Rukovodstvo po himicheskomu analizu pochv. M.: Izd-vo MGU, 1970. 487 p.

8. *Tyurin I.V.* Organicheskoe veshchestvo pochv i ego rol' v pochvoobrazovanii i plodorodii: Uchenie o pochvennom gumuse. M.; L.: Sel'hozgiz, 1957. 287 p.

9. *Ponomareva V.V., Plotnikova T.A.* Gumus i pochvoobrazovanie. L.: Nauka, 1980. 190 p.

10. *Agrohimicheskie* metody issledovaniya pochv. M.: Nauka, 1975. 656 p.

11. *Klassifikaciya* i diagnostika pochv Rossii. Smolensk: Ojkumena, 2004. 343 p.

12. *Litvinova T.I., Kashulina G.M.* Organicheskoe veshchestvo pochv poberezhij f'ordov ostrova Zapadnyj Shpicbergen. Apatity: KNC RAN, 2015. 122 p.

13. *Vasilevskaya N.V.* Ekologiya rastenij Arktiki. Murmansk: MGPU, 2010. 184 p.

14. *Antipov N.N.* O voznikovenii i razvitii ekologicheskijh grupp rastenij v processe evolyucii // Problemy evolyucionnoj fiziologii rastenij. L., 1974. P. 119–122.

15. *Goryshina T.K.* Fotosinteticheskij apparat rastenij i usloviya sredy. L.: Izd-vo LGU, 1989. 204 p.

16. *P'yankov V.I.* Rol' fotosinteticheskoy funkcii v adaptacii rastenij k usloviyam sredy: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. M., 1993. 103 p.

17. *Markovskaya E.F., Shmakova N.Yu., Morozova K.V., Ermolaeva O.V.* Morphophysiological features of assimilation apparatus of *Rubus chamaemorus* (Rosaceae) leaves in West Svalbard // Bot. Jour. 2019. Vol. 104, No. 11. P. 1740–1752. DOI: 10.1134/S0006813619110115

18. *Ivanova L.A., P'yankov V.I.* Structural adaptation of the leaf mesophyll to shading // Russian Journal of Plant Physiology. 2022. Vol. 49. No. 3. P. 467–480.

19. *Kudryavceva O.V., Shmakova N.Yu., Kuz'min A.V.* Quantitative-anatomical and productive characteristics of assimilating organs of dominant plants of mountain tundra Khibiny // Bot. Jour. 2001. Vol. 86, No. 9. P. 108–115.

20. *D'yachenko A.P.* Sravnitel'nyj analiz strukturnyh i funkcional'nyh osobennostej fotosinteticheskogo appa-

rata razlichnyh ekologicheskijh grupp vysshijh rastenij // Mezostrukturna i funkcional'naya aktivnost' fotosinteticheskogo apparata. Sverdlovsk, 1978. P. 93–102.

21. *Ivanova L.A.* Adaptive features of leaf structure in plants of different ecological groups // Ecology. 2014. No. 2. P. 109–118. DOI: 10.7868/S0367059714020024. (In Rus.)

22. *Barykina R.P., Chubatova N.V.* Ekologicheskaya anatomiya cvetkovykh rastenij. M.: KMK, 2005. 77 p.

23. *Borisovskaya G.M., Evpyat'eva M.G.* Izmenchivost' anatomo-morfologicheskijh priznakov lista bagul'nika (*Ledum palustre* L.) v razlichnyh populyacijah tundry i boreal'noj zony // Vestnik LGU. 1991. Ser. 3. Iss. 2, No. 10. P. 32–38.

24. *Borisovskaya G.M., Hitun O.V.* O nekotoryh chertah strukturnoj adaptacii boreal'nyh rastenij k usloviyam Arktiki // Vestnik LGU. 1993. Ser. 3. Iss. 1, No. 8. P. 15–22.

25. *Kudryavceva O.V.* Strukturno-funkcional'naya harakteristika list'ev roda *Vaccinium* v Hibinah: Avtoref. dis. ...kand. biol. nauk. SPb., 1995. 18 p.

26. *Men'shakova M.Yu.* Ontogenez i izmenchivost' anatomicheskoy struktury list'ev vidov semejstva Ericaceae Juss. v razlichnyh ekosistemah boreal'noj zony i Subarktiki: Avtoref. dis. ...kand. biol. nauk. Petrozavodsk, 2006. 21 p.

27. *Mazurenko M.T.* Biomorfologicheskije adaptacii rastenij Krajnego Severa. M.: Nauka, 1986. 210 p.

28. *Markovskaya E.F., Shmakova N.Yu.* Rasteniya i lishajniki Zapadnogo Shpicbergena: ekologiya, fiziologiya. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2017. 270 p.

29. *Pavlova V.A., Nefed'eva E.E., Lysak V.I., Shajhiev I.G.* Vliyanie impul'snogo davleniya na nekotorye biohimicheskie processy semyan grechihi pri prorastanii // Vestnik Kazanskogo tekhnologicheskogo universiteta. 2014. Vol. 17, No. 21. P. 199–203.

30. *Markovskaya E.F., Rozencvet O.A., Shmakova N.Yu., Zorina A.A., Il'ina M.A.* Involvement of lipids into adaptations of higher vascular plants to the conditions of West Spitsbergen // Jour. of General Biology. 2021. Vol. 82, No. 6. P. 419–430. DOI: 10.31857/S0044459621060063

Submitted 30.03.2022

Revised 21.04.2022

Accepted 17.05.2022

About the authors

SHMAKOVA Natalia Yurjevna, chief researcher, Dr. Sci. (Biol.), Polar-alpine Botanical Garden-Institute, Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Kirovsk, Murmansk reg., 184250, Russia, <http://orcid.org/0000-0001-8342-1764>, e-mail: shmanatalya@yandex.ru

MARKOVSKAYA Evgenia Fedorovna, Dr. Sci. (Biol.), professor, Petrozavodsk State University, 33 Lenina pr., Petrozavodsk 185910, Russia, <http://orcid.org/0000-0002-0658-6845>, e-mail: volev10@mail.ru

MOROZOVA Kira Vladimirovna, Cand. Sci. (Biol.), docent, Petrozavodsk State University, 33 Lenina pr., Petrozavodsk 185910, Russia, <http://orcid.org/0000-0001-6655-5197>, e-mail: mkv25@bk.ru

Н.Ю. ШМАКОВА и др.

ERMOLAEVA Olga Vladimirovna, senior researcher, Cand. Sci. (Biol.), Polar-alpine Botanical Garden-Institute, Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Kirovsk, Murmansk reg., 184250, Russia,

<http://orcid.org/0000-0002-6310-3846>, e-mail: olia.ermolik@yandex.ru

LITVINOVA Tatjana Ivanovna, junior researcher, Polar-alpine Botanical Garden-Institute, Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Kirovsk, Murmansk reg., 184250, Russia,

<http://orcid.org/0000-0002-2203-1188>, e-mail: lita_0409@mail.ru

For citation

Shmakova N.Yu., Markovskaya E.F., Morozova K.V., Ermolaeva O.V., Litvinova T.I. Stellaria humifusa adaptation on the western coast of Svalbard // Arctic and Subarctic Natural Resources. 2022, Vol. 27, No. 2. P. 294–304. (In Russ.) <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2022-27-2-294-304>